

LES LIGNÉES HYBRIDES ISSUES DU CROISEMENT ENTRE *Gossypium hirsutum* ET *G. barbadense*

VII. - Ségrégations de gènes gouvernant des caractères qualitatifs

par

J. SCHWENDIMAN *

RÉSUMÉ

Dans la descendance des hybrides d'espèces de cotonniers, on observe fréquemment des ségrégations anormales et des associations préférentielles. Nous avons recherché s'il en allait encore de même dans de nouvelles formules de croisements obtenues entre, d'une part des lignées hybrides stables (en F_1 ou en F_{11}) provenant de l'hybridation *G. hirsutum* \times *G. barbadense*, d'autre part l'un ou l'autre des parents d'origine. Les observations, sur générations F_2 et croisements de retour, ont eu lieu en 1969 et en 1974 et ont porté sur cinq caractères connus pour être indépendants : maculature du pétale (gène R_2), couleur du pétale (gène Y_1) et du pollen (gène P_1), pilosité de la graine et couleur de la fibre.

En dehors de quelques exceptions, une remarquable constance dans les résultats a été observée entre croisements réciproques, mais aussi entre les deux années d'observation. Si des situations anormales sont fréquentes dans les générations F_2 , elles sont généralement plus proches de la normale dans les croisements de retour.

Les ségrégations non conformes aux hypothèses mendéliennes sont constatées avec le gène R_2 principalement, mais aussi avec Y_1 . Elles sont pratiquement toutes caractérisées par un excès de phénotypes récessifs, et ce phénomène est ici accentué par rapport aux situations rencontrées dans les premières générations du croisement *G. hirsutum* \times *G. barbadense*. Des phénotypes récessifs peuvent même apparaître accidentellement dans des ségrégations où seul le phénotype dominant devrait normalement être présent.

Dans les croisements rapportés ici, la graine vêtue des lignées hybrides s'est toujours montrée dominante sur la graine nue de la variété Mono de *G. barbadense* (cas d'inversion de dominance par rapport à un contexte purement *hirsutum*). L'existence de deux loci, distants d'environ 28 unités de recombinaison, est postulée pour expliquer les situations rencontrées, mais il est vraisemblable que l'hérédité du caractère est complexe. Une coloration brun acajou de la fibre, apparue spontanément dans la génération F_2 du croisement des espèces parentales, est dominante sur la fibre blanche, les ségrégations sont normales.

Les associations préférentielles rencontrées sont toujours en faveur des formules reproduisant les génotypes parentaux et, en conséquence, toutes les recombinaisons de caractères sont désavantagées. Si les anomalies de ségrégations se sont accentuées, par contre, les associations préférentielles fréquentes en 1969 (où elles intéressaient essentiellement les gènes R_2 et Y_1) ont pratiquement toutes disparues en 1974, donc après cinq nouvelles générations d'autofécondations.

Toutes les observations rapportées ici font l'objet d'une discussion, comparant entre autres nos propres résultats et ceux obtenus par d'autres auteurs.

L'obtention de ségrégations conformes aux proportions mendéliennes demande qu'un certain nombre de conditions soient parfaitement et simultanément remplies : constitution chromosomique diploïde, disjonction anaphasique régulière, pas de léthalité pollinique, absence de compétition au niveau des tubes polliniques, pas d'élimination sélective des zygotes ou des plantules.

Aussi, chez les hybrides d'espèces n'est-il pas rare de rencontrer des situations anormales pouvant entre autres se traduire par la manifestation de ségrégations préférentielles. Ceci s'observe notamment chez le genre *Gossypium*, où l'on sait fabriquer des allopolyploïdes synthétiques qui donnent dans leur descendance des proportions diverses, elles-mêmes souvent le reflet des degrés de relations et d'appariements entre les composants génomiques. De telles études ont plus particulièrement été développées par

* Généticien I.R.C.T., Station de Bouaké, Côte d'Ivoire.

GERSTEL et PHILLIPS (1957, 1958), PHILLIPS et GERSTEL (1959), PHILLIPS (1962), GERSTEL (1965).

Bien que les cotonniers cultivés tétraploïdes fonctionnent comme de véritables diploïdes (KIMBER, 1961; ENDRIZZI, 1962), les situations rencontrées sont parfois compliquées par l'existence et l'interaction de facteurs dupliqués présents dans les deux génomes constitutifs. Dans le cadre du croisement entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*, la transmission de certains gènes marqueurs a notamment été détaillée par KAMMACHER (1965). En plus de la présence de ségrégations non mendéliennes, cet auteur a montré

pour des gènes connus pour être sur des chromosomes différents, que l'on pouvait rencontrer des associations non conformes à l'hypothèse de l'indépendance.

Les situations qui seront rapportées ici trouvent en partie leur originalité dans le fait que nous avons réalisé des hybrides stables dans la descendance du croisement précédemment cité. Parmi les produits obtenus, certains ont été recroisés par les parents d'origine, et c'est dans ces nouvelles descendance que nous avons étudié le comportement de quelques gènes qualitatifs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les lignées hybrides stables utilisées lors de cette étude ont fait antérieurement l'objet d'une description détaillée (SCHWENDIMAN, 1974a). Elles proviennent de l'autofécondation d'un certain nombre de plantes choisies dans la génération F_2 du croisement entre *G. hirsutum* var. Allen 151 et *G. barbadense* var. Mono.

Cinq caractères simples ont été suivis dans les descendance obtenues par le croisement des lignées hybrides avec les parents d'origine. Ce sont :

La pigmentation anthocyanique du pétale

On trouve chez *G. barbadense* une maculature rouge à la base des pétales, consécutive à l'expression d'un gène R_a . À l'allèle r_a correspond, comme chez *G. hirsutum* généralement, l'absence de pigmentation. Ainsi que l'ont constaté les divers auteurs (HARLAND, 1929; KAMMACHER, 1965; STEPHENS, 1974), qui ont étudié des ségrégations portant sur ce caractère, son expression est extrêmement variable, depuis de larges plages colorées jusqu'à quelques cellules sur un seul des pétales d'une fleur. Ces variations s'observent, d'une part, entre plantes porteuses du même génotype, mais aussi sur la même plante. Pour lever les ambiguïtés de notation que posent les ségrégations de ce caractère, nous nous sommes efforcés, dans la mesure du possible, d'examiner au moins une dizaine de fleurs par plante, spécialement pour celles présumées $R_a r_a$ ou $r_a r_a$. Seules ont été rattachées à ce dernier génotype les plantes chez lesquelles aucune trace de pigmentation n'est apparue.

La pigmentation flavonique du pétale

Les pétales de *G. barbadense* sont de couleur jaune, par suite de la présence de Y_1 , tandis qu'ils sont crèmes (gène y_1) chez *G. hirsutum*. Ce locus appartiendrait au génome A et correspondrait au locus Y_1 de *G. arboreum*, espèce où la coloration de la corolle est sous la dépendance de trois gènes Y_1 , Y_2 et Y_3 (STEPHENS, 1954b).

La coloration du pollen

Elle est déterminée par un couple d'allèles P_1 et p_1 .

La présence de l'allèle dominant, comme c'est le plus souvent le cas chez *G. barbadense*, entraîne une coloration jaune du pollen, ce dernier étant de couleur crème chez *G. hirsutum* de génotype $p_1 p_1$. Ce locus serait lui aussi localisé dans le génome A et serait homologue du locus P_1 de *G. arboreum* (STEPHENS, 1954a). Dans la variété Pima de *G. barbadense*, TURCOTTE et FEASTER (1966) ont mis en évidence un second locus gouvernant la coloration pollinique. On trouve très fréquemment chez *G. barbadense* l'association pétale et pollen jaune, tandis que le phénotype de couleur crème est présent chez *G. hirsutum*, sans que cette association soit due à un quelconque linkage.

La pilosité de la graine

G. barbadense est le plus souvent à graine nue (allèle dominant N), tandis que la graine est vêtue (allèle récessif n) chez *G. hirsutum*. Ce locus, d'après KOHEL (1972), se situe dans le génome A mais, contrairement à des idées antérieures, son indépendance du groupe de liaison I du chromosome A_1 a été largement démontrée (POISSON, 1968; KAMMACHER, 1968; ENDRIZZI et TAYLOR, 1968). Toutefois, les résultats concernant l'hérédité du caractère pilosité de la graine sont assez contradictoires, puisque récemment, MRSLEV (1972) suggérerait l'existence de 4 gènes indépendants, dont l'un inhibiteur de la pubescence de la graine.

Coloration de la fibre

Plusieurs gènes concourent à déterminer la coloration de la fibre chez *Gossypium*. Parmi ceux susceptibles d'entraîner une coloration brune, on trouve Lc_1 situé sur le chromosome A-, Lc_2 sur A_1 , Dw sur D_1 (locus dupliqué de Lc_1). Dans la génération F_2 du croisement des espèces parentales (toutes deux à fibre blanche, caractère récessif), nous avons isolé une plante remarquable par la couleur brun acajou de sa fibre. La stabilisation par autofécondations successives a conduit à l'obtention de la lignée hybride HB 66, dont la couleur de fibre ferait pencher vers la manifestation du gène Dw , mais seuls les résultats des tests d'allélisme actuellement en cours permettront d'être plus précis.

Les espèces parentales et les lignées hybrides qui en découlent sont :

Gossypium hirsutum var. Allen :

$r_2 r_2 Y_1 Y_1 p_1 p_1$ graine vêtue fibre blanche ;

Gossypium barbadense var. Mono :

$R_2 R_2 Y_1 Y_1 P_1 P_1$ graine nue fibre blanche ;

HB 57, HB 58 et HB 63 :

$r_2 r_2 Y_1 Y_1 p_1 p_1$ graine vêtue fibre blanche ;

HB 64 :

$r_2 r_2 Y_1 Y_1 P_1 P_1$ graine vêtue fibre blanche ;

HB 66 :

$r_2 r_2 Y_1 Y_1 p_1 p_1$ graine vêtue fibre acajou ;

HB 67 :

$R_2 R_2 Y_1 Y_1 P_1 P_1$ graine vêtue fibre blanche ;

HB 68 :

$r_2 r_2 Y_1 Y_1 P_1 P_1$ graine vêtue fibre blanche.

Les lignées hybrides ont fait l'objet des croisements appropriés sur l'une ou l'autre des espèces parentales et les ségrégations des caractères ont été

observées, d'une part, dans les nouvelles générations F_2 obtenues, d'autre part, dans divers croisements de retour, par le génotype récessif le plus souvent.

Une première analyse a été effectuée au cours de la campagne 1969, elle a été partiellement poursuivie en 1974, dans le but d'accroître les données concernant certaines ségrégations nécessitant un complément d'informations. On voulait aussi voir si certaines anomalies précédemment observées étaient toujours susceptibles de se manifester après que les lignées hybrides aient subi cinq générations supplémentaires d'autofécondation.

Nous considérerons dans un premier temps chaque caractère pris isolément, puis ceux-ci pris deux à deux, pour rechercher dans quelle mesure des associations préférentielles ne sont pas susceptibles de se manifester. Les données concernant les croisements réciproques ou bien un même croisement lors des deux campagnes, ont toujours été regroupées dans la mesure où il n'a pas été constaté d'hétérogénéité significative. Compte tenu des anomalies de fertilité présentes dans ce matériel (SCHWENDIMAN, 1974 b et c), toutes les plantes ayant fleuri n'ont pu être cotées en ce qui concerne la pilosité de la graine et la couleur de la fibre, certaines n'étant pas capables d'amener une seule capsule à maturité.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX ET DISCUSSION

Les ségrégations du gène R_2 de pigmentation anthocyanique du pétale

Les résultats obtenus à partir de divers croisements et groupés pour les deux campagnes lorsque cela a été possible, se trouvent consignés sur le tableau 1.

La lecture de ce tableau appelle plusieurs commentaires :

— Au cours des campagnes 1969 et 1974 et pour un même croisement, qu'il s'agisse d'une génération F_2 ou d'un test-cross, les proportions respectives en phénotypes R_2 ou r_2 sont restées identiques, ce qui a autorisé à regrouper les ségrégations obtenues.

— En dehors du cas particulier des deux F_2 entre HB 58 et Mono, il n'a pas été constaté de différences dans les proportions phénotypiques entre croisements réciproques. Il en va de même pour les croisements de retour, où les résultats obtenus à partir de $(HB\ 57 \times Mono) \times HB\ 57$ par exemple, sont identiques à ceux de $HB\ 57 \times (HB\ 57 \times Mono)$.

— Toutes les situations analysées se caractérisent par un excès numérique du phénotype récessif sur le phénotype dominant, même si cet excès n'atteint pas le seuil de signification par rapport à des disjonctions mendéliennes dans deux F_2 ($HB\ 58 \times Mono$; $HB\ 63$ et $Mono$), ainsi que dans certains croisements de retour (chiffres de ségrégations parfois insuffisants). On retrouve ici une situation parfaitement comparable aux observations déjà faites antérieure-

ment par STEPHENS (1961) et KAMMACHER (1965) sur les premières générations du croisement $G. hirsutum \times G. barbadense$.

— Comme le montre l'examen du tableau 1, l'épreuve d'homogénéité des disjonctions observées à partir des diverses générations F_2 est hautement significative. De fait, deux lignées paraissent aptes à donner des situations mendéliennes ; par contre, la F_2 $Mono \times HB\ 68$ est particulièrement aberrante. On peut regrouper les situations obtenues à l'aide des lignées hybrides HB 57, HB 64, HB 66 et HB 68 (épreuve d'homogénéité pour 3 degrés de liberté, $\chi^2 = 2,066$ non significatif), ce qui conduit sur un total de 1627 plantes à 1009 R_2 pour 618 r_2 , soit 1,63 R_2 : 1 r_2 .

— Dans les croisements de retour, le déficit en phénotype dominant est constant, avec 376 plantes R_2 pour 521 r_2 , soit 0,72 R_2 : 1 r_2 .

— Les lignées hybrides que nous avons utilisées étaient en F_1 en 1969 et en F_{11} en 1974, et nous avons déjà signalé qu'entre ces générations les proportions phénotypiques étaient demeurées identiques. Sur les toutes premières générations du croisement entre $G. hirsutum$ et $G. barbadense$, KAMMACHER (1965) a obtenu les résultats suivants : 2,09 R_2 : 1 r_2 (sur 3742 plantes) en F_2 et 0,75 R_2 : 1 r_2 en croisement de retour de la F_1 par $G. hirsutum$. On voit que si la situation est restée immuable pour les croisements de retour, il n'en est pas allé de même dans le cas des nouvelles formules F_2 où l'on n'observe plus que 1,63 R_2 : 1 r_2 après le processus de

Tableau 1. — Les ségrégations du gène R_2 .

Phénotypes		R_2	r_2	Total	Epreuves de conformité aux disjonctions théoriques	
					3 : 1	1 : 1
Croisements						
F_2	HB 57 et Mono - 1969 + 1974	241	158	399	45,354 **	
	HB 58 \times Mono - 1969 + 1974	194	78	272	1,961	
	Mono \times HB 58 - 1969	140	153	293	115,769 **	
	HB 63 et Mono - 1969 + 1974	259	104	363	2,579	
	HB 64 et Mono - 1969	302	197	499	35,792 **	
	HB 66 \times Mono - 1974	118	68	186	13,254 **	
	HB 68 et Mono - 1969	348	195	543	34,481 **	
Epreuve d'homogénéité des F_2 $\chi^2 = 50,551$ ** (6 d.l.)						
Croisements de retour	(HB 57 \times Mono) \times HB 57 - 1969 + 1974	112	161	273		8,795 **
	(HB 58 \times Mono) \times HB 58 - 1969 + 1974	102	131	233		3,609
	(HB 63 \times Mono) \times HB 63 - 1969	45	54	99		0,818
	(HB 64 \times Mono) \times HB 64 - 1969	38	55	93		3,108
	(HB 67 \times Allen) \times Allen - 1969	44	68	112		5,143 *
	(HB 68 \times Mono) \times HB 68 - 1969	35	52	87		3,322
Epreuve d'homogénéité des croisements de retour $\chi^2 = 1,392$ (5 d.l.)		376	521	897		23,439 **

stabilisation des lignées hybrides, soit des proportions encore moindres du phénotype dominant.

A l'inverse d'autres gènes déterminant une pigmentation anthocyanique, l'expression du gène R_2 responsable de la tache du pétale chez les cotonniers tétraploïdes est extrêmement variable. Ceci est particulièrement sensible lorsque l'on tente de transférer à des lignées de *G. hirsutum* la tache du pétale présente chez certaines variétés de *G. barbadense*. HARLAND (1939) a interprété ce résultat comme provenant de « l'interaction d'une série allélique multiple avec des complexes modificateurs caractéristiques des différentes espèces ». STEPHENS (1961, 1974) attribue à une instabilité somatique l'extrême variation de taille des taches du pétale sur une même fleur, ainsi que la perte totale de spot sur d'autres fleurs, perte apparemment irréversible, si bien que des fleurs potentiellement R_2 sont souvent par erreur classées dans la catégorie sans tache du pétale. Mais KAMMACHER (1965), par l'étude de la descendance de plantes F_2 , a démontré que le caractère R_2 est susceptible de réapparaître dans des familles issues de plantes à phénotype r_2 . Nous avons personnellement observé ce phénomène dans des ségrégations F_2 provenant cette fois du croisement entre lignées hybrides et Mono, l'allèle R_2 pouvant à nouveau manifester sa présence, dans des proportions d'ailleurs fort variables. A l'inverse, il faut signaler que dans deux

croisements de retour (HB 57 \times Mono) \times Mono et (HB 64 \times Mono) \times Mono, où toutes les plantes devraient normalement posséder la tache du pétale, nous avons respectivement observé 11 plantes sur 97 et 2 plantes sur 99 possédant le phénotype r_2 . Un cas comparable, mais absolu cette fois, a déjà été signalé (SCHWENDIMAN, 1974 d) : tant chez l'hexaploïde entre *G. hirsutum* et *G. stocksii*, que chez le pentaploïde et les races d'addition mono ou disomique, la pigmentation anthocyanique du pétale, présente chez l'espèce sauvage *G. stocksii*, n'apparaît pas. Il semble qu'un contexte particulier soit nécessaire à l'expression du caractère de tache du pétale, sans que les études menées jusqu'à présent aient permis de définir ce contexte d'une manière un tant soit peu précise. Il est toutefois évident que la fonction portée par un chromosome est susceptible de s'altérer et même de s'effacer si l'entourage génétique lui est défavorable.

Les ségrégations du gène Y_1 de pigmentation flavonique du pétale

Présent à l'état homozygote dominant chez la variété Mono, le gène Y_1 entraîne une coloration jaune du pétale. Les hétérozygotes seraient légèrement moins colorés, mais l'appréciation est trop délicate pour qu'il soit possible de séparer les deux classes.

Tableau 2. — Les ségrégations du gène Y_1 .

Phénotypes		Y_1	y_1	Total	Epreuves de conformité aux disjonctions théoriques	
					3 : 1	1 : 1
Croisements F_2	HB 57 et Mono - 1969 + 1974	306	93	399	0,609	
	HB 58 × Mono - 1969 + 1974	220	52	272	5,020 *	
	Mono × HB 58 - 1969	184	109	293	23,264 **	
	HB 63 et Mono - 1969	129	44	173	0,017	
	HB 63 × Mono - 1974	179	11	190	37,393 **	
	HB 64 et Allen - 1969	131	187	318	193,816 **	
	HB 66 × Mono - 1974	131	55	186	2,072	
	HB 67 et Allen - 1969 + 1974	254	107	361	4,145 *	
	HB 68 et Allen - 1969 + 1974	221	117	338	16,667 **	
Epreuve d'homogénéité des F_2 $\chi^2 = 211,951^{**}$ (8 d.l.)						
Croisements de retour	(HB 57 × Mono) × HB 57 - 1969 + 1974	147	126	273		1,743
	(HB 58 × Mono) × HB 58 - 1969 + 1974	163	70	233		37,120 **
	(Mono × HB 63) × Mono - 1969	57	42	99		2,273
	(HB 64 × Allen) × Allen - 1969	43	54	97		1,247
	(HB 67 × Allen) × Allen - 1969 + 1974	133	147	280		0,700
	(HB 68 × Allen) × Allen - 1969 + 1974	202	219	421		0,686
Epreuve d'homogénéité des croisements de retour $\chi^2 = 38,395^{**}$ (5 d.l.)						

— Il a presque toujours été possible de cumuler, pour un même croisement, les ségrégations obtenues au cours des campagnes 1969 et 1974. La seule exception notable concerne la génération F_2 HB 63 × Mono, où l'on obtient en 1969 une ségrégation conforme au type 3 : 1, tandis qu'en 1974 les résultats obtenus feraient pencher en faveur d'une hérédité bifactorielle du caractère, du type 15 : 1 (épreuve de conformité avec l'hypothèse, $\chi^2 = 0,051$ pour 1 degré de liberté). Il faut signaler que pour chacun des croisements effectués, une seule plante a été utilisée comme parent femelle; il n'est donc pas, a priori, impossible que, vis-à-vis de la coloration du pétale, la lignée HB 63 se compose de génotypes différents avec malgré tout une uniformité des phénotypes.

— Seules, les descendance F_2 ayant comme base les lignées HB 57, HB 63 (1969) et HB 66 sont conformes à l'hypothèse 3 : 1; toutes les autres ségrégations s'en écartent significativement, parfois par défaut de types récessifs (HB 58 × Mono), mais le plus généralement par un excès très net de ceux-ci. On en arrive à des situations curieuses, comme celles issues soit du croisement entre HB 64 et Allen, qui fait penser à une hérédité trifactorielle du caractère, ou encore du croisement HB 68 et Allen, où deux gènes (type 9 : 7) pourraient expliquer le résultat obtenu.

— En conséquence, les ségrégations obtenues à partir des diverses F_2 sont extrêmement hétérogènes et ne peuvent être regroupées. Trois lignées (HB 66, HB 67 et HB 68) paraissent pourtant conduire à des situations comparables: le cumul de leurs résultats (épreuve d'homogénéité $\chi^2 = 2,419$ pour 2 degrés de liberté) donne 606 plantes Y_1 contre 279 y_1 (différent significativement de 3 : 1, $\chi^2 = 20,098^{**}$ pour 1 degré de liberté), ce qui correspond à 2,17 Y_1 : 1 y_1 . KAMMACH (1965), dans les F_2 parentales, a obtenu 2,39 Y_1 : 1 y_1 .

— Dans les croisements de retour, les épreuves de conformité à la disjonction 1 : 1 traduisent la forte probabilité d'une hérédité monofactorielle du caractère couleur du pétale, ce qui pourrait infirmer toutes les hypothèses que l'on formule sur le seul examen des ségrégations dans les F_2 . L'un des croisements de retour, avec HB 58, traduit peut-être que l'hérédité du caractère est sûrement plus complexe qu'il n'y paraît, d'autant que les résultats des divers croisements de retour ne peuvent être cumulés, chaque lignée hybride ayant probablement un comportement qui lui est propre. Un excès de types récessifs peut être parfois observé, sans qu'il atteigne le seuil de signification (cumul des croisements de retour à partir de HB 64, HB 67 et HB 68 : 378 Y_1 pour 420 y_1 ; $\chi^2 1 : 1 = 2,211$ pour 1 degré de liberté).

— Comme dans les cas du gène R_2 , on doit néanmoins conclure en admettant que certaines plantes, bien que génétiquement Y_1 , ne sont pas capables de traduire leur formule au niveau de l'expression phénotypique. Ceci a été vérifié par la présence de plantes à pétale crème dans des croisements de retour (différents de ceux signalés sur le tableau) où toutes les plantes devraient en théorie posséder un pétale jaune: (HB 57 \times Mono) \times Mono et (Allen \times HB 64) \times HB 64 ont chacun montré 9 plantes à pétale crème sur des totaux respectifs de 97 et 93 plantes, soit donc environ 10 % de la population. De même, nous avons observé dans les F_2 HB 64 \times Mono et Mono \times HB 68 la présence de 21 et 30 plantes à pétale crème sur des totaux de 273 et 269 plantes, mais ce phénomène ne s'est absolument pas révélé dans les F_2 inverses de celles citées.

On voit ainsi qu'une analyse succincte ne tenant compte que d'un seul sens du croisement amènerait à la conclusion, probablement erronée, que deux gènes liés interviennent pour induire la coloration du pétale.

Les ségrégations du gène P_1 de coloration pollinique

Présent à l'état homozygote dominant chez la va-

riété Mono, ainsi que dans les lignées hybrides HB 64, HB 67 et HB 68, il détermine la coloration jaune du pollen. A l'état récessif, le pollen est de couleur crème.

— Les situations rencontrées dans les générations F_2 sont dans l'ensemble très proches de la disjonction théorique 3 : 1. Il faut toutefois noter un léger déficit en plantes possédant le phénotype récessif dans le croisement HB 66 par Mono. Mais surtout, la plante HB 63 utilisée comme parent en 1974 donne un résultat très différent de celui obtenu en 1969 et suggère l'hypothèse d'une ségrégation bifactorielle du type 15 : 1 (épreuve de conformité, $\chi^2 = 0,406$ pour 1 degré de liberté); remarquons qu'il s'agit de la même plante qui donnait un résultat similaire avec le gène Y_1 .

— Dans les croisements de retour, l'hypothèse mendélienne est dans l'ensemble respectée, en dehors du croisement basé sur HB 67 où l'on constate un déficit en récessif.

— Toutefois, des exceptions qui n'ont pas été portées sur le tableau doivent être signalées dans le comportement héréditaire de la coloration pollinique: dans les mêmes F_2 déjà signalées au paragraphe précédent (HB 64 \times Mono) et (Mono \times HB 68), il a

Tableau 3. — Ségrégations observées pour le gène P_1 .

Croisements		Phénotypes	P_1	P_2	Total	Epreuves de conformité aux disjonctions théoriques	
						3 : 1	1 : 1
F_2	HB 57 \times Mono - 1974	169	53	222	0,150	
	HB 58 \times Mono - 1974	131	57	188	2,837	
	HB 63 et Mono - 1969	132	41	173	0,156	
	HB 63 \times Mono - 1974	176	14	190	31,502 **	
	HB 64 et Allen - 1969	377	134	511	0,408	
	HB 66 \times Mono - 1974	155	31	186	6,889 **	
	HB 67 et Allen - 1974	150	37	187	2,711	
	HB 68 et Allen - 1969 + 1974	256	82	338	0,099	
	Epreuve d'homogénéité des F_2 (HB 63 \times Mono - 1974 exclu) $\chi^2 = 12,782$ (6 d.l.)		1 370	435	1 805	0,780	
Croisements de retour	(HB 57 \times Mono) \times HB 57 - 1969 + 1974	126	147	273		1,615
	(HB 58 \times Mono) \times HB 58 - 1974	78	67	145		0,834
	(HB 63 \times Mono) \times HB 63 - 1969	49	50	99		0,010
	(HB 64 \times Allen) \times Allen - 1969	52	45	97		0,503
	(HB 67 \times Allen) \times Allen - 1974	126	74	200		13,520 **
	(HB 68 \times Allen) \times Allen - 1969 + 1974	124	123	247		0,004
Epreuve d'homogénéité des croisements de retour (HB 67 exclu) $\chi^2 = 2,959$ (4 d.l.)			429	432	861		0,010

été observé la présence de plantes à pollen crème (20 sur 273 et 26 sur 269), alors que seul le phénotype pollen jaune devrait apparaître. Ici encore, les croisements de retour signalés précédemment, (HB 57 \times Mono) \times Mono et (Allen \times HB 64) \times HB 64, ont respectivement donné 8 (sur 97 plantes) et 11 (sur 93) plantes à pollen crème. Il faut remarquer que ces plantes exceptionnelles peuvent être tantôt à pétale crème, tantôt à pollen crème, tantôt les deux en même temps.

Ségrégations concernant la pilosité de la graine

Chez les cotonniers appartenant à l'espèce *G. hirsutum*, le caractère graine nue (N_1) est généralement dominant sur le phénotype graine vêtue (n_1); WARE et al. (1947) signalent toutefois une exception dans un Upland américain, dit Acadian brown, où l'on constate que le gène n_1 à l'état récessif détermine l'absence de pilosité sur la graine. STEPHENS (1961) signale qu'à l'intérieur de l'espèce *G. barbadense*, le caractère graine nue est récessif. Mais dans les croisements entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*, le déterminisme de la pilosité de la graine paraît monofactoriel et l'on constate dans la génération F_2 des ségrégations du type 3 graines nues pour 1 graine vêtue.

Dans les résultats que nous présenterons, nous allons voir qu'il semble en aller différemment et, pour une meilleure compréhension, il a été néces-

saire de détailler les analyses selon la lignée hybride utilisée, bien que toutes soient de phénotype graine vêtue. Avant d'aborder cet examen, nous signalerons, d'une part, qu'il a toujours été possible de cumuler les résultats obtenus entre croisements réciproques et, d'autre part, que les ségrégations constatées pour un croisement donné, tant en 1969 qu'en 1974, sont remarquablement homogènes, ce qui a donc, dans tous les cas, permis d'opérer des regroupements.

Croisements à base HB 57 ou HB 63

A la lecture du tableau, il apparaît que pour les croisements considérés, le caractère graine vêtue est dominant sur la graine nue. On supposera qu'il existe chez HB 57 et HB 63 un allèle N_1 , dominant sur n_1 (graine nue chez Mono), ce dernier lui-même dominant sur n_1 (graine vêtue).

Croisements à base HB 58

Comme précédemment, le caractère graine vêtue porté par HB 58 est dominant sur la graine nue de Mono. Mais l'hypothèse monofactorielle n'est pas vérifiée ici et les résultats constatés en F_2 sont très proches de ceux que donnerait une ségrégation 3 graines nues : 13 graines vêtues. (χ^2 de conformité = 0,372 pour 1 degré de liberté), due à l'intervention de deux gènes indépendants. On aurait ainsi le croisement HB 58 ($n_1 n_1 N_2 N_2$ = graine vêtue) par Mono ($N_1 N_1 n_2 n_2$ = graine nue) qui donne une F_2 ($n_1 N_1 N_2 n_2$ = graine vêtue si N_2 épistatique sur N_1).

Tableau 4. — Ségrégations pour la pilosité de la graine à partir des lignées hybrides HB 57 ou HB 63.

Phénotypes Croisements	Graines nues	Graines vêtues	Total	Epreuves de conformité aux hypothèses		
				3 nues : 1 vêtue	1 nue : 3 vêtues	1 nue : 1 vêtue
F_2 HB 57 et Mono - 1969 + 1974	77	224	301	392,054 **	0,054	
F_2 HB 63 \times Mono - 1974	43	118	161	200,251 **	0,251	
(HB 57 \times Mono) \times Mono - 1969	56	39	95			3,042
(Mono \times HB 57) \times HB 57 - 1969	0	97	97			

Tableau 5. — Ségrégations pour la pilosité de la graine à partir de la lignée hybride HB 58.

Phénotypes Croisements	Graines nues	Graines vêtues	Total	Epreuves de conformité aux hypothèses		
				3 nues : 1 vêtue	1 nue : 3 vêtues	1 nue : 1 vêtue
F_2 HB 58 et Mono - 1969 + 1974	101	409	510	828,677 **	7,344 **	
(HB 58 \times Mono) \times Mono - 1969	46	53	98			0,367
(Mono \times HB 58) \times HB 58 - 1969	0	88	88			

Le croisement de retour par Mono doit normalement fournir 1 graine nue, 1 graine vêtue, ce qui est conforme aux observations.

Croisements à partir de HB 66

L'examen des résultats F_2 montre que les ségrégations ne diffèrent pas de l'hypothèse bifactorielle. On pourrait écrire le croisement effectué : HB 66 ($N_1 N_1 N_2 n_2$ = graine vêtue) par Mono ($n_1 n_1 N_2 n_2$ = graine nue), avec en génération F_1 $N_1 n_1 N_2 n_2$ = graine vêtue si N_1 et N_2 sont tous deux dominants sur n_1 , comme on l'a déjà supposé. Dans l'hypothèse d'indépendance entre les couples d'allèles, le croisement de retour par Mono devrait conduire au pourcentage théorique 1 graine nue : 3 graines vêtues ; or, le pourcentage réel de graines nues se situe entre 1/4 et 1/2 (exactement 35,4 %). Les couples d'allèles envisagés seraient alors situés sur un même chromosome, à 29,7 unités de recombinaison. Bien qu'une telle hypothèse de liaison ne se confirme pas par l'analyse de la génération F_2 (7,1 % de graines nues contre 12,3 % en théorie), nous serions tentés de lui accorder un certain crédit, car on a vu dans tout ce qui précède que les situations observées en F_2 sont généralement très aberrantes, alors qu'elles sont dans les croisements de retour nettement moins complexes.

Croisements à partir de HB 68

Les ségrégations obtenues en F_2 évoquent une hérédité bifactorielle du caractère, les gènes entrant en jeu (les mêmes que chez HB 66) étant liés. Un même

raisonnement que celui conduit avec HB 66 permet d'envisager que les couples de gènes sont situés à 24,4 unités de recombinaison l'un de l'autre. Dans cette hypothèse, on aurait en F_2 14,3 % de graines nues pour 85,7 % de graines vêtues ; l'épreuve de conformité : $\chi^2 = 3,634$ pour 1 degré de liberté, n'est pas significative mais de probabilité faible toutefois.

Conclusions

L'étude sur la pilosité de la graine a apporté certains éléments :

— Vis-à-vis d'un même parent à graine nue (Mono), les lignées hybrides ont montré des comportements divers, que nous avons supposé être liés à des constitutions génétiques particulières. Pour expliquer les situations rencontrées, on peut, par exemple, attribuer aux lignées utilisées les constitutions génotypiques suivantes :

HB 57 et HB 63 = $N_1 n_1 N_2 n_2$ (graine vêtue)

HB 58 = $n_1 n_1 N_2 N_2$ (graine vêtue)

HB 66 et HB 68 = $N_1 N_1 N_2 N_2$ (graine vêtue)

Mono = $N_1 N_1 n_2 n_2$ (graine nue)

avec à un premier locus N_1 (vêtue) dominant n_1 (nue) lui-même dominant n_2 (vêtue), et à un second locus N_2 (vêtue) dominant n_2 (allèle inerte).

— L'examen des croisements de retour, spécialement ceux ayant comme parents HB 66 et HB 68, a conduit à formuler l'hypothèse d'une liaison entre les deux loci. On peut cumuler les données relatives

Tableau 6. — Ségrégations pour la pilosité de la graine à partir de la lignée hybride HB 56.

Croisements	Phénotypes	Graines nues	Graines vêtues	Total	Epreuves de conformité aux hypothèses		
					1 nue : 15 vêtues	1 nue : 3 vêtues	1 nue : 1 vêtue
F_2 HB 66 et Mono - 1969 + 1974		39	307	346	0,742	12,162 **	19,622 **
(HB 66 \times Mono) \times Mono - 1969 + 1974		78	144	222			
(Mono \times HB 66) \times HB 66 - 1969		0	93	93			

Tableau 7. — Ségrégations pour la pilosité de la graine à partir de la lignée hybride HB 68.

Croisements	Phénotypes	Graines nues	Graines vêtues	Total	Epreuves de conformité aux hypothèses		
					1 nue : 15 vêtues	1 nue : 3 vêtues	1 nue : 1 vêtue :
F_2 HB 68 et Mono - 1969		88	422	510	105,419 **	7,337 **	5,378 *
(HB 68 \times Mono) \times Mono - 1969		34	56	90			
(Mono \times HB 68) \times HB 68 - 1969		0	79	79			

à ces deux croisements de retour (épreuve d'homogénéité : $\chi^2 = 0,194$ pour 1 degré de liberté), et la distance entre les deux gènes serait proche de 28,2 unités de recombinaison.

— Certains auteurs (WARE *et al.*, 1947; MUSAEV, 1972), dans l'analyse de la descendance de croisements entre lignées à graines vêtues ou nues, ont supposé l'intervention d'un gène épistatique I (supprimant à l'état dominant l'action des gènes déterminant la pubescence de la graine). Rien dans nos résultats ne s'oppose à une telle hypothèse, mais en l'absence d'éléments précis d'information, nous nous sommes cantonnés dans un schéma explicatif le plus simple possible. Avec ce dernier, on voit que le croisement des lignées hybrides entre elles, tel qu'il a été ultérieurement effectué pour une analyse dialèle, ne peut conduire qu'à des descendance à graines vêtues, et c'est effectivement ce qui a été constaté.

— L'hérédité de la pubescence de la graine est vraisemblablement plus complexe que le déterminisme qui a été proposé, déterminisme basé sur deux alternatives phénotypiques seulement. Pour une meilleure approche du problème, il conviendrait de définir très précisément les classes phénotypiques possibles : graines soit totalement nues, ou avec fuzz autour du micropyle, ou avec diverses densités de pilosité sur le tégument, tel que l'a fait Low (1968) dans le cadre d'une étude économique, mais pas génétique.

Ségrégations concernant la coloration de la fibre

La lignée hybride HB 66 possède une coloration brun acajou de la fibre, alors que les variétés parentales Allen et Mono sont toutes deux à fibre blanche.

Il n'y a absolument pas de différences entre croisements réciproques, de même qu'entre les deux années d'observations, ce qui a autorisé un cumul des résultats. La fibre brun acajou, ainsi que le confirme l'observation des F_2 , est dominante sur la fibre blanche. L'hérédité du caractère paraît monofacto-

rielle. Une situation anormale, caractérisée par un excès de phénotypes récessifs, est toutefois constatée dans la F_2 résultant du croisement entre HB 66 et Mono ; par contre, le croisement de retour sur le type récessif donne des résultats conformes aux prévisions.

Etude des associations préférentielles

Au sein d'une même espèce, les caractères que nous venons d'examiner et les gènes qui les gouvernent sont connus pour ségréger d'une manière indépendante. Par contre, dans les croisements interspécifiques, et particulièrement celui entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*, il existe des associations préférentielles : les phénotypes parentaux sont généralement recouverts en excès, encore que dans quelques cas, on a vu que « certaines de ces associations nouvelles sont très significativement avantagées » (KAMMACHER, 1965). Il était donc nécessaire de réexaminer ce problème dans les nouvelles formules de croisements que nous avons obtenues. Nous considérerons les caractères associés deux à deux, puis nous terminerons par l'examen d'association d'un niveau plus élevé. Compte tenu du fait qu'il est délicat de formuler des hypothèses valables quant au déterminisme de certaines disjonctions, les proportions théoriques nécessaires pour le calcul des tests d'indépendance ont été obtenues en utilisant les fréquences géniques réellement observées dans les ségrégations.

Etude de l'indépendance entre maculature et couleur du pétale

Le cas des générations F_2 est particulièrement intéressant. On y décèle la présence d'associations préférentielles et on voit qu'elles tiennent essentiellement à l'année durant laquelle les croisements ont été effectués. Elles se caractérisent par un déficit des types recombinés, les parentaux étant donc privilégiés. Mais de telles associations, hautement significatives en 1969, disparaissent dans tous les cas en 1974, après que les lignées hybrides aient subi cinq nouvelles générations d'autofécondations (passage de la F_2 à la F_4). Durant ce laps de temps, un remaniement s'est produit naturellement chez les lignées

Tableau 7. — Ségrégations pour la couleur de fibre à partir de la lignée hybride HB 66.

Croisements	Phénotypes	Fibre acajou	Fibre blanche	Total	Epreuve de conformité aux disjonctions théoriques	
					3 : 1	1 : 1
F_2 HB 66 et Allen - 1969		216	72	288	0,000	
F_2 HB 66 et Mono - 1969 + 1974		317	153	470	14,301 **	
(HB 66 \times Allen) \times Allen 1969		45	46	91		0,011
(HB 66 \times Mono) \times Mono - 1969 + 1974		114	108	222		0,162

Tableau 8. — Les tests de l'indépendance entre R_2 et Y_1 .

Phénotypes Croisements	$R_2 Y$ (P) *	$R_2 y$	$r_2 Y$	$r_2 y$ (P) *	Epreuves d'indépendance $\chi^2 = 1$ d.l.	Epreuves d'homogénéité (3 d.l.)
F_2 HB 57 et Mono - 1969	89	27	17	44	39,721 **	$\chi^2 = 33,221 **$
F_2 HB 57 et Mono - 1974	103	22	70	27	3,326	
F_2 HB 58 \times Mono - 1969	46	8	12	18	18,424 **	$\chi^2 = 16,613 **$ $\chi^2 = 10,467 *$
F_2 HB 58 \times Mono - 1974	118	22	38	10	0,663	
F_2 Mono \times HB 58 - 1969	106	34	78	75	19,144 **	
F_2 HB 63 et Mono - 1969	97	26	32	18	4,140 *	
F_2 HB 63 et Mono - 1974	130	6	49	5	1,665	
F_2 HB 66 \times Mono - 1974	87	31	44	24	0,729	
(HB 57 \times Mono) \times HB 57 - 1969	22	24	23	28	0,072	$\chi^2 = 6,100$
(HB 57 \times Mono) \times HB 57 - 1974	41	25	60	50	0,968	
(HB 58 \times Mono) \times HB 58 - 1969	24	13	35	11	3,566	$\chi^2 = 10,165 *$
(HB 58 \times Mono) \times HB 58 - 1974	49	11	55	30	4,989 *	
(HB 63 \times Mono) \times HB 63 - 1969	23	17	29	25	1,636	
(HB 67 \times Allen) \times Allen - 1974	18	26	43	25	5,369 *	

* (P) = classes parentales.

hybrides, pour aboutir finalement à un processus normal, d'où une hétérogénéité entre les années. Le réajustement s'est essentiellement déroulé dans la classe des phénotypes r_2 , qu'ils soient Y ou y, les R_2 n'étant apparemment pas touchés par ce phénomène.

Etude de l'indépendance entre maculature du pétale et couleur du pollen

On relève parfois dans les générations F_2 un léger déficit des phénotypes récessifs, sans que celui-ci atteigne le seuil de signification. Les deux gènes se

montrent donc indépendants, à l'exception de la F_2 HB 63 \times Mono - 1974 (mais dans ce dernier cas, la méthode du χ^2 n'est pas valable, car l'un des effectifs calculés ne dépasse pas le chiffre 5).

Etude de l'indépendance entre maculature du pétale et pilosité de la graine

Un seul test d'indépendance significatif est constaté dans la F_2 Mono \times HB 58 en 1969, toujours à l'avantage de la classe parentale. Ceci a disparu en 1974, mais il est vrai qu'il s'agit alors du croisement réciproque.

Tableau 9. — Les tests d'indépendance entre R_2 et P_1 .

Phénotypes Croisements	$R_2 P_1$ (P)	$R_2 p_1$	$r_2 P_1$	$r_2 p_1$ (P)	Total	Epreuves d'indépendance ($\chi^2 = 1$ d.l.)
F_2 HB 57 \times Mono - 1974	101	24	68	29	222	3,439
F_2 HB 58 \times Mono - 1974	101	39	30	18	188	1,573
F_2 HB 63 et Mono - 1969	93	30	39	11	173	0,112
F_2 HB 63 \times Mono - 1974	129	7	47	7	190	5,670 *
F_2 HB 66 \times Mono - 1974	100	18	55	13	186	0,454
(HB 57 \times Mono) \times HB 57 1969 + 1974	49	63	77	84	273	0,439
(HB 58 \times Mono) \times HB 58 - 1974	32	28	46	39	145	0,009
(HB 63 \times Mono) \times HB 63 - 1969	25	19	23	31	99	2,264

Tableau 10. — Les tests d'indépendance entre R_1 et pilosité de la graine.

Croisements \ Phénotypes	R_1 vêtue	R_2 nue (P)	r_1 vêtue (P)	r_2 nue	Total	Epreuves d'indépendance ($\chi^2 = 1$ d.l.)
F_2 HB 57 \times Mono - 1974	58	13	42	15	128	1,186
F_2 HB 58 \times Mono - 1974	90	23	29	3	145	2,043
F_2 Mono \times HB 58 - 1969	73	25	84	9	191	8,175 **
F_2 HB 63 \times Mono - 1974	89	26	29	17	161	3,455
F_2 HB 66 \times Mono - 1974	83	8	48	5	144	0,017
F_2 HB 68 et Mono - 1969	177	39	102	26	344	0,267

Etude de l'indépendance entre maculature du pétale et couleur de la fibre

Elle n'a été étudiée en 1974, sur 144 plantes seulement, que dans la F_2 HB 66 \times Mono.

Le test d'indépendance donne une valeur χ^2 égale à 0,078 pour un degré de liberté. On sait que R_1 et L_1 sont tous deux situés sur le chromosome A_1 (groupe I de linkage) à 44 unités de recombinaison (KAMMACHER, 1968). Cette distance est suffisamment grande pour qu'avec les chiffres dont nous disposons, il ne soit pas possible d'affirmer que la coloration kaki de la fibre chez HB 66 n'est pas due au gène L_1 . Seuls, les tests d'allélisme en cours apporteront une réponse plus précise.

Etude de l'indépendance entre couleur du pétale et du pollen

Les résultats montrent que les deux gènes ségrègent indépendamment. On peut néanmoins observer dans les F_2 , à partir des lignées hybrides HB 57, HB 58, HB 63 et HB 68, une tendance à la préserva-

tion des associations parentales, sans que celle-ci atteigne le seuil de signification.

Etude de l'indépendance entre couleur du pétale et pilosité de la graine

Les deux caractères sont indépendants. Il faut toutefois noter le croisement entre Mono et HB 58, qui confirme ici son caractère exceptionnel: pour les gènes que nous avons pu analyser dans sa descendance, nous avons toujours observé des proportions très différentes des disjonctions mendéliennes et une liaison hautement significative entre les caractères. Ceci n'est pas vérifié dans le croisement réciproque HB 58 \times Mono, quelle que soit l'année d'études.

Etude de l'indépendance entre couleur du pétale et de la fibre

En 1974, dans la génération F_2 provenant du croisement HB 66 \times Mono, où 144 plantes ont été analysées, les deux caractères se sont montrés indépendants ($\chi^2 = 0,008$).

Tableau 11. — Les tests d'indépendance entre Y_1 et P_1 .

Croisements \ Phénotypes	$Y_1 P_1$ (P)	$Y_2 p_1$	$y_1 P_1$	$y_2 p_1$ (P)	Total	Epreuves d'indépendance ($\chi^2 = 1$ d.l.)
F_2 HB 57 \times Mono - 1974	135	38	34	15	222	1,571
F_2 HB 58 \times Mono - 1974	113	43	18	14	188	3,293
F_2 HB 63 \times Mono - 1969	102	27	30	14	173	2,151
F_2 HB 64 \times Allen - 1969	115	40	188	69	412	0,054
F_2 HB 66 \times Mono - 1974	108	23	47	8	186	0,253
F_2 HB 67 \times Allen - 1974	103	24	45	13	187	0,366
F_2 HB 68 \times Allen - 1969 + 1974						
(HB 57 \times Mono) \times HB 57	170	51	86	31	338	0,487
1969 + 1974	76	70	50	77	273	4,397 *
(HB 58 \times Mono) \times HB 58 - 1974	58	46	20	21	145	0,578
(HB 63 \times Mono) \times HB 63 - 1969	28	29	21	21	99	0,007
(HB 64 \times Allen) \times Allen - 1969 ..	22	21	30	24	97	0,186
(HB 67 \times Allen) \times Allen - 1974 ..	67	35	59	39	200	0,644
(HB 68 \times Allen) \times Allen						
1969 + 1974	61	55	63	68	247	0,497

Tableau 12. — Les tests d'indépendance entre Y_1 et la pilosité de la graine.

Croisements \ Phénotypes	Y_1 vétue	Y_1 nue (P)	y_1 vétue (P)	y_1 nue	Total	Epreuves d'indépendance ($\chi^2 = 1$ d.l.)
F_2 HB 57 \times Mono - 1974	74	21	26	7	128	0,011
F_2 Mono \times HB 58 - 1969	86	31	71	3	191	15,602 **
F_2 HB 58 \times Mono - 1974	101	20	18	6	143	0,977
F_2 HB 63 \times Mono - 1974	110	41	8	2	161	0,245
F_2 HB 66 \times Mono - 1974	92	9	39	4	144	0,006

Etude de l'indépendance entre couleur du pollen et pilosité de la graine

Les deux caractères se montrent parfaitement indépendants.

Etude de l'indépendance entre couleur du pollen et de la fibre

Faite sur une ségrégation de 144 plantes du croisement F_2 HB 66 \times Mono, elle montre l'indépendance de ces deux caractères ($\chi^2 = 0,003$ pour 1 degré de liberté).

Etude de l'indépendance entre pilosité de la graine et couleur de la fibre

La constance des résultats s'est révélée remarquable, d'une part, entre croisements réciproques, d'autre part, entre les années d'observation. Ceci a

autorisé le cumul des ségrégations F_2 obtenues en 1969 et 1974 (χ^2 d'homogénéité = 1,105 non significatif pour 3 d.l.), de même pour les croisements de retour (χ^2 d'homogénéité = 3,551 non significatif pour 3 d.l.). Dans tous les cas, aucune liaison n'a été constatée entre les caractères analysés.

Etude de l'indépendance entre plus de deux caractères

Les ségrégations que nous avons analysées comportent chacune un nombre limité de plantes. En conséquence, dans des épreuves d'indépendance faites sur plusieurs caractères, la probabilité d'obtenir des individus dans certaines classes phénotypiques est souvent faible, d'où des valeurs du test χ^2 parfois élevées, bien que n'atteignant toutefois pas, à deux exceptions près, le seuil de signification. Ainsi, et c'est particulièrement vrai pour les analyses effectuées en 1974, les caractères dans leur ensemble se compor-

Tableau 13. — Les tests d'indépendance entre P_1 et pilosité de la graine.

Croisements \ Phénotypes	P_1 vétue	P_1 nue (P)	p_1 vétue (P)	p_1 nue	Total	Epreuves d'indépendance ($\chi^2 = 1$ d.l.)
F_2 HB 57 \times Mono - 1974	79	21	21	7	128	0,205
F_2 HB 58 \times Mono - 1974	86	15	33	11	143	2,145
F_2 HB 63 \times Mono - 1974	111	39	7	4	161	0,562
F_2 HB 66 \times Mono - 1974	115	11	16	2	144	0,109

Tableau 14. — Les tests d'indépendance entre la pilosité de la graine et la couleur de la fibre.

Croisements \ Phénotypes	Vétue kaki (P)	Vétue blanche	Nue kaki	Nue blanche (P)	Total	Epreuves d'indépendance ($\chi^2 = 1$ d.l.)
F_2 HB 66 et Mono - 1969 + 1974 .. (HB 66 \times Mono) \times Mono	295	141	22	12	470	0,125
1969 + 1974	76	69	38	39	222	0,536

Tableau 15. — Les tests d'indépendance entre plusieurs caractères.

Croisements	Tests	Groupe de caractères analysés	Degrés de liberté	Epreuves d'indépendance
F ₂ Mono × HB 58 - 1969	R ₂ - Y ₁ - pilosité graine		4	46,528 **
(Mono × HB 57) × HB 57 - 1969 ..	R ₂ - Y ₁ - P ₁		4	3,578
(Mono × HB 63) × HB 63 - 1969 ..	R ₂ - Y ₁ - P ₁		4	3,006
			4	10,957 *
F ₂ HB 57 × Mono - 1974	R ₂ - Y ₁ - P ₁		4	9,187
F ₂ HB 58 × Mono - 1974	R ₂ - Y ₁ - P ₁		4	7,561
F ₂ HB 63 × Mono - 1974	R ₂ - Y ₁ - P ₁		4	2,407
F ₂ HB 66 × Mono - 1974	R ₂ - Y ₁ - P ₁		4	6,429
(HB 57 × Mono) × HB 57 - 1974 ..	R ₂ - Y ₁ - P ₁		4	5,576
(HB 58 × Mono) × HB 58 - 1974 ..	R ₂ - Y ₁ - P ₁		4	
F ₂ HB 57 × Mono - 1974	R ₂ - Y ₁ - P ₁ - pilosité graine		12	12,576
F ₂ HB 58 × Mono - 1974	R ₂ - Y ₁ - P ₁ - pilosité graine		12	19,405
F ₂ HB 63 × Mono - 1974	R ₂ - Y ₁ - P ₁ - pilosité graine		12	16,214
F ₂ HB 66 × Mono - 1974	R ₂ - Y ₁ - P ₁ - couleur fibre		12	8,270

Tableau 16. — Test d'indépendance pour trois caractères dans la génération F₂, obtenue en 1969, du croisement entre Mono et HB 58.

Phénotypes	Fréquence observée	Fréquence calculée	Ecart réduit
R ₂ - Y ₁ - graine nue (P)	24	10,686	+ 4,192 **
R ₂ - Y ₁ - graine vêtue	52	49,345	+ 0,439
R ₂ - y ₁ - graine nue	1	6,759	- 2,255 *
R ₂ - y ₁ - graine vêtue	21	31,210	- 1,998 *
r ₂ - Y ₁ - graine nue	7	10,141	- 1,014
r ₂ - Y ₁ - graine vêtue	34	46,828	- 2,157 *
r ₂ - y ₁ - graine nue	2	6,414	- 1,773
r ₂ - y ₁ - graine vêtue (P)	50	29,617	+ 4,074 **

tent indépendamment les uns des autres. Il faut rappeler ici que dans la F₂ du croisement des espèces parentales, il n'en va pas de même et que des associations préférentielles y sont très fréquemment relevées (KAMMACHER, 1965). On peut émettre l'hypothèse qu'un processus normal se soit progressivement mis en place au fil de l'avancement des générations. Il est toutefois intéressant de détailler, comme nous allons le faire sur le tableau 16, le cas le plus typique que nous ayons rencontré d'associations préférentielles.

Les deux phénotypes Mono et HB 58 sont très significativement avantagés, ce qui traduit une nette tendance à la préservation des associations parentales

dans la descendance. Si l'on considère la ségrégation globale de la F₂, on voit que ces deux associations représentent réellement 38,7 % de la population contre une valeur théorique de 21,1 %, soit un accroissement de 83,6 % du taux de réapparition, chiffre considérable. En contrepartie, on peut dire que toutes les recombinaisons sont désavantagées, certaines l'étant même d'une manière significative. Ce dernier résultat, ainsi que toutes les observations faites lors de l'examen des caractères pris deux à deux, montre que dans la présente étude, aucune association nouvelle n'est avérée. Par contre, dans les toutes premières générations du croisement entre *G. hirsutum* et *G. barbadense*, il pouvait en aller différemment.

CONCLUSIONS

En dehors de quelques exceptions, les ségrégations de gènes qualitatifs sont caractérisées par l'absence, d'une part, d'effets entre croisements réciproques, d'autre part, d'effets entre les années où les

observations ont été conduites. Les résultats, dans leur ensemble remarquablement constants, ont ainsi pu être regroupés. Ceci confère une crédibilité certaine aux faits qui ont été précédemment décrits.

De l'analyse des générations F_2 , il ressort que celles-ci donnent le plus souvent des proportions phénotypiques qui s'écartent de la normale. Par contre, dans les croisements de retour, des situations nettement plus proches d'hypothèses mendéliennes classiques sont généralement constatées.

Lorsque des ségrégations anormales sont présentes, et le cas le plus typique est celui du gène R_2 , elles sont toujours caractérisées par un excès significatif du phénotype récessif. Par rapport aux études menées sur les premières générations de ce croisement interspécifique, il a même été constaté une accentuation de ce phénomène. Quelles qu'en soient les causes génétiques, il est à nouveau démontré qu'il résulte de plantes chez lesquelles l'allèle R_2 , quoique présent, n'est pas à même de se manifester. L'expression d'un gène au niveau phénotypique demande un contexte génétique particulier, et si le cas du caractère maculature du pétale est très parlant, on a montré qu'il en va de même pour la coloration du pétale ou du pollen, où des phénotypes récessifs peuvent apparaître de manière parfaitement fortuite.

Les croisements interspécifiques sont connus pour favoriser l'apparition au niveau phénotypique de caractères non visibles chez l'un et l'autre des parents. Dans les nouvelles formules de croisements rapportées ici (lignées stables dérivant d'une hybridation interspécifique par l'un des parents d'origine), des situations assez comparables peuvent être relevées ; on a vu, pour Y_1 et P_1 , qu'il existe de fortes présomptions, dans certains cas, de l'existence d'un système héréditaire plus complexe (bi et peut-être trifactoriel parfois). De même, le caractère graine pubescente s'est révélé ici dominant sur la graine

nue, ce qui, par rapport à un contexte purement *hirsutum*, représente un cas d'inversion de dominance. Mais il a aussi fallu, pour tenter d'expliquer l'hérédité vraisemblablement complexe de ce caractère, faire intervenir deux loci situés à environ 28 unités de recombinaison.

Dans le même ordre d'idée, il faut rappeler que les espèces parentales sont toutes deux à fibre blanche. La lignée HB 66, issue de l'autofécondation durant plusieurs générations d'une plante F_2 , possède une fibre brun acajou dominante sur la fibre blanche. La recombinaison d'unités spécifiques extériorise des caractères nouveaux, le plus souvent récessifs, mais parfois dominants comme dans le cas présent (activation d'allèles amorphes chez les parents ou mutagenèse exacerbée à la méiose par le degré élevé d'hétérozygotie). D'autres lignées hybrides possèdent des fibres vertes ou jaunâtres.

Des associations préférentielles de caractères ont ici encore été observées. Elles sont toutes en faveur des formules qui reproduisent les génotypes parentaux du croisement effectué. On a constaté qu'elles mettent principalement en jeu les gènes R_2 et Y_1 , qui sont précisément ceux donnant des proportions phénotypiques anormales, suggérant alors l'idée d'une possible relation entre les deux phénomènes. Ceci ne semble pourtant pas être le cas, car si les anomalies de ségrégation paraissent s'accroître avec l'avancement des générations, par contre, les associations préférentielles, fréquentes en 1969, ont presque totalement disparu cinq années après. Un remaniement interne des lignées hybrides se déroule donc naturellement, et nous avons vu que celui-ci se produit essentiellement dans la classe des phénotypes récessifs.

BIBLIOGRAPHIE

- ENDRIZZI J.E., 1962. — The diploid-like cytological behaviour of tetraploid cotton. *Evolution*, 16, 325-329.
- ENDRIZZI J.E. et T. TAYLOR, 1968. — Cytogenetic studies of N Lc_1 y_2 R_2 marker genes and chromosome deficiencies in cotton. *Genet. Res. Camb.*, 12, 293-304.
- GERSTEL D.U., 1966. — Evolutionary problems in some polyploid crop plants. *Hereditas*, suppl. vol. 1966, part 2, 481-504.
- GERSTEL D.U. et L.L. PHILLIPS, 1957. — Segregation in new allopolyploids of *Gossypium*. II. Tetraploid combinations. *Genetics*, 42, 783-797.
- GERSTEL D.U. et L.L. PHILLIPS, 1958. — Segregation of synthetic amphiploids in *Gossypium* and *Nicotiana*. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 23, 223-237.
- HARLAND S.C., 1929. — The genetics of cotton. I. The inheritance of petal spot in New World cotton. *J. Genet.*, 20, 387-399.
- HARLAND S.C., 1939. — The genetics of cotton. *Jonathan Cape, London*.
- KAMMACHER P., 1965. — Etude des relations génétiques et Caryologiques entre génomes voisins du genre *Gossypium*. *Thèse Univ.*, Paris, 1-133.
- KAMMACHER P., 1968. — Nouvel examen du groupe de liaison I de *Gossypium hirsutum*. *Cot. Fib. trop.*, 23, 179-181.
- KIMBER G., 1961. — Basis of the diploid-like behaviour of polyploid cotton. *Nature*, 19, 98-100.
- KOHEL R.J., 1972. — Linkage tests in Upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. II. *Crop Sci.*, 12, 66-69.
- LOW A., 1968. — Developments towards tufted seed in varieties of *Gossypium hirsutum*. *Cott. Grow. Rev.*, 45, 101-114.
- MUSAEV D.A., 1972. — Some genetic aspects of the evolution of the test of seeds of cotton. In *Pl. Breed. Abst.*, 45, 2, 1975.
- PHILLIPS L.L., 1962. — Segregation in new allopolyploids of *Gossypium*. IV. Segregation in New World & wild american hexaploids. *Am. J. Bot.*, 49, 51-57.
- PHILLIPS L.L. et D.U. GERSTEL, 1959. — Segregation in new allopolyploids of *Gossypium*. III. Leaf shape

- segregation in hexaploid hybrids of New World cottons. *J. Hered.*, 50, 103-108.
- POISSON C., 1968. — Note préliminaire concernant un monosomique de *Gossypium hirsutum* correspondant au groupe de liaison I. *Cot. Fib. trop.*, 23, 183-185.
- SCHWENDIMAN J., 1974 a. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. - I. L'obtention de lignées stables ; la description et la comparaison de quelques lignées types. *Cot. Fib. trop.*, 29, 283-287.
- SCHWENDIMAN J., 1974 b. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. - II. Les facteurs induisant des anomalies de fertilité. *Cot. Fib. trop.*, 29, 289-295.
- SCHWENDIMAN J., 1974 c. — Les lignées hybrides issues du croisement entre *Gossypium hirsutum* L. et *G. barbadense* L. - III. Déterminisme génétique des anomalies de fertilité. *Cot. Fib. trop.*, 29, 297-305.
- SCHWENDIMAN J., 1974 d. — Mise en évidence de trois nouvelles homéologies chromosomiques entre *Gossypium anomalum* et *G. stocksii*. *Can. J. Genet. Cytol.*, 16, 871-881.
- STEPHENS S.G., 1954 a. — Interspecific homologies between gene loci in *Gossypium*. I. Pollen color. *Genetics*, 39, 701-711.
- STEPHENS S.G., 1954 b. — Interspecific homologies between gene loci in *Gossypium*. II. Corolla color. *Genetics*, 39, 712-723.
- STEPHENS S.G., 1961. — Recombination between supposedly homologous chromosomes of *Gossypium barbadense* L. and *G. hirsutum* L. *Genetics*, 46, 1483-1500.
- STEPHENS S.G., 1974. — Geographic and taxonomic distribution of anthocyanin genes in New World cottons. *J. Genetics*, 61, 128-141.
- TURCOTTE E.L. et C.V. FEASTER, 1966. — A second locus for pollen color in Pima cotton, *Gossypium barbadense* L. *Crop Sci.*, 6, 117-119.
- WARE J.C., L.I. BENEDICT et W.H. ROLFE, 1947. — A recessive naked seed character in Upland cotton. *J. Hered.*, 38, 313-319.

SUMMARY

In the progeny of cotton species hybrids, abnormal segregations and preferential associations are frequently observed. We tried to find out if the same was so for new crosses obtained either from stable hybrid lines (from F_1 or F_{11}) derived from the hybridisation *G. hirsutum* \times *G. barbadense*, or from one or other of the original parents. Observations were made in 1969 and 1974 on F_1 generations and backcrosses and concerned five characters which were known to act independently: petal spot (R_1 gene), petal colour (gene Y_1), pollen colour (gene P_1), seed pilosity and lint colour.

Apart from certain exceptions, a remarkable constancy was observed in the results both between reciprocal crosses and also the two years of observation. Although abnormal situations occurred frequently in the F_1 , this was not so in the backcrosses.

Segregations which did not conform with mendelian ratios were found mainly with the R_1 gene but also with Y_1 . They were practically all characterised by an excess of recessive phenotypes, this phenomenon being accentuated here in comparison with the situation in the initial generations of the cross *G. hirsutum* \times *G. barbadense*. Recessive phenotypes may even appear accidentally in the segregations where normally only the dominant phenotype should

be present.

In the crosses described here, the hairy seed of the hybrid lines was always dominant over the naked seed of the Mono variety of *G. barbadense* (a case of inversion of dominance with regard to a purely *hirsutum* context). The existence of two loci, separated by approximately 28 units of recombination, is postulated to explain the situations encountered, however it is possible that inheritance of the character is complex. Mahogany brown lint colour which appeared spontaneously in the F_1 generation of the parental species cross, was dominant over white lint and segregations were normal.

The preferential associations encountered always favoured those formulae giving rise to the parental genotypes and consequently all character recombinations were disadvantaged. Whereas segregations anomalies were accentuated, the preferential associations frequent in 1969 (which involved essentially the genes R_1 and Y_1) had practically all disappeared in 1974 after 5 further generations of self-fertilisation.

All the observations reported here are the object of a discussion in which, amongst other things, our own results are compared with those of other authors.

RESUMEN

En la descendencia de los híbridos de especies de algodóneros, se observan con frecuencia segregaciones anormales y asociaciones preferenciales. Hemos buscado si ocurría lo mismo con las nuevas fórmulas de cruzamientos obtenidas entre, por una

parte, progenies híbridas estables (en F_1 o en F_{11}) procedentes de la hibridación de *G. hirsutum* \times *G. barbadense* y, por otra parte, uno y otro de los padres de origen. Las observaciones a propósito de las generaciones F_1 y cruzamientos de retorno, tuvieron lugar

en 1969 y en 1974 y comprendieron cinco caracteres conocidos por ser independientes: maculatura del pétalo (gene R_1), color del pétalo (gene Y_1) y del polén (gene P_1), vellosidad de la semilla y color de la fibra. Exceptuando algunas excepciones, se observó en los resultados una constancia notable entre cruzamientos recíprocos, pero también entre los dos años de observación. Si bien las situaciones anormales son frecuentes en la generación F_2 , estas se aproximan generalmente más de la normal en el cruce de retorno.

Las segregaciones que no están conformes con las hipótesis mendelianas, se comprueban con el gene R_1 principalmente, pero también con el Y_1 . Prácticamente, todas ellas están caracterizadas por el exceso de fenotipos recesivos y, éste fenómeno, es aquí acentuado con respecto a las situaciones encontradas en las primeras generaciones del cruce *G. hirsutum* \times *G. barbadense*. Fenotipos recesivos pueden incluso aparecer accidentalmente en segregaciones en las cuales solo el fenotipo dominante debería, normalmente, encontrarse presente.

En los cruces que referenciamos aquí, la semilla cubierta de las progenies híbridas se mostró siempre dominante con respecto a la semilla desnuda de la

variedad Mono de *G. barbadense* (caso de inversión de dominancia con respecto a un contexto puramente *hirsutum*). La existencia de dos locis, distantes de unas 28 unidades de combinación, se postula con el fin de explicar las situaciones encontradas, pero es probable que la herencia del carácter es compleja. Una coloración moreno caoba de la fibra, aparecida espontáneamente en la generación F_2 del cruce de las especies parentales, es dominante en la fibra blanca, las segregaciones son normales.

Las asociaciones preferenciales encontradas van siempre a favor de las fórmulas que reproducen los genotipos parentales y, por consiguiente, todas las recombinaciones de caracteres son desaventajadas. Por el contrario, si las anomalías de segregación se han acentuado, las asociaciones preferenciales frecuentes en 1969 (donde interesaban particularmente los genes R_1 e Y_1), han desaparecido prácticamente todas en 1974, es decir, después de cinco nuevas generaciones de autofecundaciones.

Todas las informaciones presentadas aquí, son objeto de una discusión, que compara, entre otros, nuestros propios resultados y aquellos obtenidos por otros autores.